



TITLE:

昆虫・鳥サイズの羽ばたき飛翔体
における連成問題: 翼変形・胴体運
動と空気力発生・飛行安定性の話
題を中心に (生物流体力学及び関連
する問題の研究)

AUTHOR(S):

前田, 将輝

CITATION:

前田, 将輝. 昆虫・鳥サイズの羽ばたき飛翔体における連成問題: 翼変形・胴体運動と空気力発生・飛行安定性の話題を中心に (生物流体力学及び関連する問題の研究). 数理解析研究所講究録 2012, 1808: 1-14

ISSUE DATE:

2012-09

URL:

<http://hdl.handle.net/2433/194451>

RIGHT:

昆虫・鳥サイズの羽ばたき飛翔体における連成問題
~翼変形・胴体運動と空気力発生・飛行安定性の話題を中心に~

Coupling problems in insect- or bird-sized flapping flyers:
issues around wing deformation, body deformation, aerodynamic force generation, or flight stability

千葉大学大学院工学研究科 前田 将輝

Masateru MAEDA

Graduate School of Engineering, Chiba University

maz.maeda@graduate.chiba-u.jp

1. イントロダクション

本稿は、流れとの連成・相互作用や同期現象をメインテーマとした研究集会における講演のプロシーディングスという位置づけである。しかし、そもそも羽ばたき飛行という分野自体に馴染みのない読者が多いことが考えられるため、まず前半は羽ばたき飛行に特有の非定常空気力学と、羽ばたき飛行の研究手法について簡単に紹介する。後半で、空気力学と他の現象との連成問題、たとえば編隊飛行や翼変形、飛行安定性などを紹介する。研究集会で発表した構成と概ね同じだが、一部順序を変更している。「広く浅く」を意識して、なるべく多くの話題に触れることとした。

なお、昆虫飛翔の空気力学については Sane が (Sane 2003)、鳥の飛翔のバイオメカニクスについては Tobalske が (Tobalske 2007) それぞれ総説・解説を書いており、専門書（たとえば Dudley 2002, Videler 2005 や Shyy *et al.* 2008）とともに初学者にすすめたい。より一般向けの入門書としては、Tennekes (Tennekes 1997) や Alexander (Alexander 2004) が読みやすい。

2. 空気力発生メカニズム

2-1. 定常空気力学

奥行き方向に変化のない 2 次元的な状況を考える。一様な空気の流れの中に翼を置く。今の場合、奥行き方向に無限に続き、断面形状（翼型、airfoil）もどこまでも同じと考えるが、これは 2 次元翼と呼ばれる。翼の表面には圧力と剪断応力がはたらく。これを表面全体にわたって積分したものが空気力となる。この空気力のうち、流れに対して平行な成分が抗力 (drag)、垂直な成分が揚力 (lift) と定義される。なお、この定義だけから言うと、上下と左右それぞれに同程度非対称な 3 次元物体があった場合、上下と左右いずれの成分も揚力ということになっ

てしまうが、平たい物体では上下が左右より著しく大きな成分をもつので、そちらを揚力、小さな方は横力 (side force) とするようだ。

一般に揚力は流体の密度・代表速度・代表面積・揚力係数の関数として表される。揚力係数 (lift coefficient) は、ある翼断面について考えると、その形状 (翼型) と迎え角 (迎角、angle of attack, AoA) に依存する。揚力係数は概ね迎え角に比例して増大するが、ある迎え角を超えると急に減少し、同時に、抗力が増大する。これが境界層 (boundary layer, BL) の全面的な剥離 (separation) に伴う失速 (stall) という現象で、この時の迎え角は失速角と呼ばれる。飛行機はふつう、失速角よりは小さな迎え角で飛行する。失速角は、翼型や Re 数により異なるが、15 度程度である。これに対して、羽ばたき飛行では、失速角を超えるような迎え角をとることがある。

2-2. 非定常空気力学

羽ばたき飛行における空気力発生メカニズムの研究は、1960-70 年頃に遡るようである (たとえば Vogel 1967, Weis-Fogh 1973, Rayner 1979 など)。固定翼 (飛行機やグライダー) における揚力発生メカニズムは、一様流速度・翼型 (翼断面形状)・迎え角のみをパラメタとする定常空気力学理論によって説明しうる。

羽ばたき飛行においてよく使われる無次元数として、Reynolds 数以外に、流れの非定常性を表す無次元数 reduced frequency があり、 k で表される。

$$k := \frac{\omega L_{\text{ref}}}{2U_{\text{ref}}} = \frac{2\pi f c_m}{2U_{\text{ref}}} = \frac{\pi f c_m}{U_{\text{ref}}}$$

ただし、 $\omega = 2\pi f$ は角振動数、 f は羽ばたき周波数 (wingbeat frequency)、 L_{ref} は代表長さ (reference length)、 c_m は平均翼弦長 (mean chord length)、 U_{ref} は代表速度 (reference velocity) である。代表速度として何を取るかについては、統一的な見解はないようで、研究者によってまちまちである。たとえば、ホバリング時には翼端または翼のある位置での、羽ばたき一周期の平均速度をとる事が多い。翼長 (翼根から翼端までの距離) を R として、

$$U_{\text{ref}} := 2\Phi Rf$$

となる。ここで Φ は羽ばたき振幅 (wingbeat amplitude) である。なお、Reynolds 数 Re は

$$Re := \frac{U_{\text{ref}} c_m}{\nu_{\text{air}}}$$

で定義される。 ν_{air} は空気の動粘性係数。一方で、前進速度が羽ばたきの速度よりも大きな場合 (advance ratio で評価できる。詳細は割愛) は、前進速度を代表速度とすることがある

(Shyy *et al.* 2008)。個人的には、羽ばたき速度ベクトルと前進速度ベクトルの合成ベクトルのノルムを一周で平均したものとして定義してしまえば飛行速度によらず、いいのではと考えている。

k が 0.5 より十分小さければ、定常空気力学による取り扱いでも差異が小さいとされる。羽ばたき周波数が小さく、飛行速度が大きい大型・中型の鳥では k が小さく、定常空気力学理論か、その簡単な拡張（後述する翼素理論）によって、自重と同等の揚力が算出される。

一方、羽ばたき周波数が大きく、 k の大きな、すなわち流れの非定常性が大きな小型の鳥や昆虫になると、定常空気力学理論では自重を支えるだけの空気力が得られないことがわかってきた (Ellington 1984)。この問題は、1990 年代になって、特に Ellington のグループによる leading-edge vortex (LEV, 前縁渦) の発見により大きな進展を見せた (Ellington *et al.* 1996)。結論を述べてしまうと、非定常効果としては他にも rotational lift や added mass, wing-wake interaction, clap & fling などがあるものの、Sane が総説で述べているように、昆虫羽ばたき飛行における空気力のほとんどは LEV が担っている (Sane 2003)。

"Experimental evidence and computational studies over the past 10-years have identified the leading edge vortex as the single most important feature of the flows created by insect wings and thus the forces they create." (Sane 2003)

昆虫羽ばたきにおける前縁渦について簡単に紹介する。薄い翼が大きな (2, 30 度やそれ以上の) 迎え角で羽ばたきするとき、翼上面前縁近くに渦が形成される。これが前縁渦であり、前縁で一度剥がれた流れは前縁渦の後方で翼面に再付着し、結果として翼は失速を免れる (delayed stall)。前縁渦はいつまでも持続するものではなく、迎え角や速度の変化（これは周期的な羽ばたき運動をする以上不可避）によっていずれは崩壊 (burst) する。崩壊を遅らせ、渦を安定化するためには、単純に翼を平行移動するのではなく、付け根を中心として回転させることが重要とされている (Lentink *et al.* 2009a)。また、回転しながら落下することで落下速度を低下させるカエデなどの植物の種（翼果、翅果）においても、前縁渦が発生していることが報告されている (Lentink *et al.* 2009b)。

ところで、羽ばたきでないと前縁渦は生じないのだろうか。本稿のスコープからは若干外れるが、興味深い研究があるため、すこし触れておきたい。アマツバメ (common swift, *Apus apus*) という小型の鳥においては、羽ばたきでなく滑空においても、前縁渦が発生していると考えられている (Videler *et al.* 2004, Lentink *et al.* 2007)。Videler らは高速での滑空状態を模擬したアマツバメの翼模型を制作し、これを回流水槽の中に沈め、PIV により可視化を行った。そ

の結果、hand wing と呼ばれる翼端側の部分で円錐状の前縁渦が発生していることを発見した。実はアマツバメの翼は、付け根付近の arm wing と呼ばれる部分では前縁が丸い、低速航空機のような翼型をしているのに対して、hand wing の部分では昆虫の翅のように前縁が尖った翼型をしている。このことが前縁渦発生に寄与していると思われる。一方、Lentink らは死んだアマツバメから両翼を切り離し、フリーズドライおよび樹脂硬化処置の後、6 軸天秤に取り付けて風洞実験を行った。彼らの論文は後退角 (sweep angle) と滑空性能の関係がメインであったが、ここでは前縁渦に焦点を絞る。Hand wings の後退角と迎え角をいろいろに変えて、どこで前縁渦が発生するかを調べた結果、後退角が 30 度以上 (30, 40, 50 度)、迎え角が十数度程度以上の時のみ発生した。これに対し Videler *et al.* 2004 では、後退角が 60 度と大きいものの、迎え角ははるかに小さな 5 度でも前縁渦が安定的に発生するという結果を得ている。なにがこの違いを生んでいるのかは、はっきりしていない。Lentink らの実験では、PIV による可視化ではなく、髪の毛を tuft がわりにした簡易的な可視化で調べたものである点が信頼性の点でやや疑問が残るが、一方、翼そのものについては模型ではなく実物を用いているというアドバンテージがある。実は Lentink *et al.* 2007 には Videler も共著で入っているのだが、このことに関する議論が特にないのは残念なところである。彼は著書に "The overall conclusion must be that we do not know exactly how birds fly." (Videler 2005) と書いている。なお、詳細は割愛するが、昆虫に関しても、滑空状態を模擬したチョウの模型で前縁渦を確認したとの報告がある (Hu & Wang 2010, Park *et al.* 2010)。

3. 羽ばたき空気力学の研究手法

羽ばたき飛行においても、空気力学の研究手法は一般の流体力学と基本的には同じで、理論・実験・数値シミュレーションの 3 つに大別できる。

3-1. 理論

まず理論計算の最も簡易なものとしては、actuator disk theory と呼ばれるものがある。これは複雑な羽ばたき運動の一切を考慮せず、「何らかの力で (magically)」羽ばたき面内の空気が加速されたとして、面の前後の運動量変化から空気力を見積もるものである。したがって時系列の空気力変化を追うことはできず、羽ばたき一周での平均の力といった形での評価となる。

半理論的な手法としてよく用いられるのに翼素理論 (blade element theory, blade element method) がある。これは、翼を翼幅方向 (spanwise) にいくつかの要素 (ストリップ) に分け、

それぞれのストリップを独立した 2 次元翼とみなして空気力を求めた後に足し合わせることで、翼全体での空気力を得るというものである。本来はプロペラの性能計算に用いられていたものと思われる。2 次元翼の計算で必要なのは、揚力係数・抗力係数と相対風速である。揚力係数・抗力係数は迎え角と翼型（断面形状）の関数であるが、これは実験的に求めることになる。もともとは流れの非定常性が小さい（reduced frequency が小さい）場合にのみ適用されていたと考えられるが、現在では、実験から得られたパラメタを導入することで昆虫羽ばたき飛行にも適用されている (Sane & Dickinson 2002)。定常流理論と非定常流れ計算の中間的な手法であることから、準定常 (quasi-steady) と呼ばれることが多い。後に述べる数値シミュレーション (CFD) と比較すると、3 次元的な流れ場や詳細な空気力分布は得られないものの、計算時間が圧倒的に短いことが大きな利点である。したがって、羽ばたき運動をさまざまに変えて長時間計算する必要がある最適化 (Hedrick & Daniel 2006) や動力学・制御 (Orlowski & Girard, Table 3) の問題でしばしば用いられる。

3-2. 実験

実験の対象ないし材料としては、実際の生物を用いたものと、何らかの機械・装置・ロボットを用いたものに分けられる。一方、実験で得ようとする情報で分類すると、羽ばたき運動や胴体移動・翼変形などの計測、流れ場の可視化、力やトルクの計測、に大きく分けられる。

最も基本的な実験は、実際に羽ばたき飛行を行っている生物の運動を記録することである。観察をする上で大きなポイントとなるのが羽ばたきの周波数である。大型から中型の鳥では羽ばたき周波数が一秒間に数回、つまり数 Hz 程度であり、通常の 30 fps (frames per second) のビデオカメラでも、概要を知ることにはできる。しかしながら、羽ばたき周波数が数十から数百 Hz に達する小型の鳥や昆虫の観察には、フレームレートが 100-1000 fps あるいはそれ以上の高速度ビデオカメラが必要になる。現実的な問題として、高速度ビデオカメラは高価である。2012 年現在、高速度ビデオカメラはデジタル型がほとんどであるが、1000 fps で解像度が 800 x 600 pixels という程度の廉価モデルであっても 100 万円ではきかない。3 次元計測のためにはこれを複数台（最低 2 台）用いる必要があり、単に撮影するだけといっても楽ではない。

2000 年代には、昆虫飛行の分野では次のような研究のパターンがよくあった。まず実験のグループが複数台（たいてい 3 台）のカメラを用いて、昆虫の翅の運動を計測する。ここでは、翅は変形のない剛体かつ平板と仮定され、羽ばたきの主たる面 (stroke plane) に対する 3 つの角度の時系列変化が求められる。この角度データはしばしば wing kinematics あるいは単に

kinematics と呼ばれる。次に、同じグループまたは別のグループがこの kinematics を入力データとして、羽ばたきロボットによる実験か、数値シミュレーションを行い、流れの可視化や空気力計測を行う。具体的には、スズメガの kinematics 計測結果 (Willmott & Ellington 1998) を元にした数値シミュレーション (Liu *et al.* 1998) や、ショウジョウバエの計測 (Fry *et al.* 2003) を元にしたロボットによる実験 (同じ論文) と、数値シミュレーション (Ramamurti & Sandberg 2007, Aono *et al.* 2008) などがある。

流れの可視化は古くから試みられてきた。例えば Spedding らは、空気とヘリウムを混合したガスにより全体として中性浮力を得るように調整したシャボン玉を大量に作り、その空間に鳥を飛ばすことで後流の可視化を行っている (Spedding. 航空機における風洞実験と同様、煙を用いた可視化も盛んであった。前述した Ellington らによる前縁渦の発見は羽ばたき拡大ロボットの翼に煙を組み合わせたものであったし、他にも例えば Srygley ら (Srygley & Thomas 2002) は風洞でチョウのまわりの流れ場を煙により可視化している。近年は PIV (particle image velocimetry) が盛んに行われるようになってきている。スウェーデン Lund 大学の Hedenström らは、上述した Spedding や鳥の飛行の専門家である Pennycuick とチームを組んで、風洞内で鳥 (thrush nightingale) が飛ぶように訓練し、その後流を PIV で可視化した (Hedenström *et al.* 2003)。これを皮切りに、後流や、さらには翼や胴体まわりに直接レーザシートを照射しての流れ場の可視化が、スズメガ (Bomphrey *et al.* 2005)、ハチドリ (Warrick *et al.* 2005, Warrick *et al.* 2009)、コウモリ (Muijres *et al.* 2008) などでも行われるようになってきている。

PIV は生物飛行に限らず、流れの可視化として一般的になってきた手法である。時間・空間解像度の変遷などについては Bomphrey がまとめている (Bomphrey 2011)。元々の PIV では、得られる情報は飽くまでレーザシートの面内の速度ベクトルという 2 次元の情報であったが、一つのレーザシートに対してカメラを 2 台用いることで奥行き方向の速度情報も得る stereo-PIV も行われるようになってきている。更には、4 台以上のカメラを用いて、薄い板状空間を通過する流れの 3 次元速度情報を次々に得るという tomographic-PIV (tomo-PIV) も登場している。ただし後者は設備にそれなりのコストがかかるようで、生物飛行分野での採用例はまだほとんどない (Bomphrey *et al.* 2012)。

3-3. 数値シミュレーション

ここでいう数値シミュレーションとは、数値流体力学 (CFD, computational fluid dynamics) の手法により、Navier-Stokes 方程式を離散化して解くことを指す。これに対して、blade element

method による計算は、翼型と迎え角に加えて前縁渦の効果を取り入れて入るものの、Navier-Stokes 方程式を解いてはいないことから、数値シミュレーションには含めないこととする。前述したように、生物を対象とする場合、CFD を行う際の格子（グリッド、メッシュ）生成と翼の運動は実験計測で得たデータを使用する。

数値シミュレーションの利点はいくつかあるが、3 次元空間に渡る流れ場の情報（速度・圧力）が求まること、したがって 3 次元的可視化が可能であること、それと翼表面の応力（圧力・せん断応力）分布が求まること大きい。実験では、stereo-PIV においても求まるのは飽くまでレーザシート面上での流れ場である。羽ばたきロボットでは力が求まるものの、翼の付け根における値、すなわち翼全体で積分された結果のみが求まる。一般的な風洞試験においては感圧塗料 (PSP, pressure sensitive paint) というものもあるが、羽ばたき翼に適用された例はおそらくまだない。これは、羽ばたきロボットが一般には鉱物油や水に沈めたまま使用することと関係があるかもしれない。また、実際の生物の翼をモータに取り付けて回転させるような場合（こちらは一般に空气中）には、振動や慣性力の除去という問題もある。後述するが、連成問題に対しても好ましい性質がいくつかある。たとえば、理想的な釣り合い飛行状態（ホバリングや、巡航）、を作り出し、そこに理想的な擾乱を加える、といった場合には実験よりも環境のコントロールが容易である。

数値シミュレーションはそれ自体が比較的新しい手法であり、流体力学に対して適用され始めたのも 1960 年代ごろからである。羽ばたき飛行に対して適用されたのは 1990 年代になってからで、歴史は浅い。コンピュータの発達と、Reynolds 数と Mach 数が小さく、数値流体力学の対象としては望ましいという性質がありながら、研究者の数は実験に比べて少ない。これは、私見だが、そもそも生物飛行分野の研究者のほとんどが生物学者であることが一因と考える。彼らの多くは空気力を求めるのに blade element method を用いる。一方、小型無人飛行体 (MAV, micro air vehicle) への関心の高まりから、航空工学の研究者が参入してきたことで、羽ばたきの CFD を行う研究者も出てきたが、人工物でなく生物を対象として、かつ継続的な研究テーマの一つとして数値シミュレーションを行っている研究グループは多くない。

4. 連成問題

本章では、羽ばたき飛行における周囲環境、すなわち空気の流れと飛行体との相互作用についての研究をいくつか紹介する。ここでは力学（空気力学・構造力学・動力学）的側面のみに着目するが、実際には、他にも熱力学（放熱）・音響・化学（匂い）などにおける相互作用

用が存在していると考えられる。

4-1. 編隊飛行

鳥が群れを作って飛行するのはなぜか。色々と言われてはいるが、後方から見て逆 V 字ないしは逆 U 字をなして整然と編隊飛行するような場合は、エネルギー的な利点が指摘されている。斜め前を飛ぶ鳥が翼端より外側後方につくる吹き上げ (upwash) の中を飛ぶことで省エネルギーの飛行が可能となる。理論的には古くから知られていたが、Weimerskirch らは、実際に編隊飛行する鳥においてこの効果を示した (Weimerskirch *et al.* 2001)。彼らはまず、ボートの後をついてくるように複数のペリカンを訓練した。その上で、1 羽のみで飛んだ場合と、5 羽が編隊飛行している場合とでの、心拍数と羽ばたき周波数の変化を記録した。その結果、編隊飛行した場合は 2 羽目以降の鳥で羽ばたき周波数が低下し、心拍数も低下していることが示された。

羽ばたき周波数が小さい場合、すなわち滑空中や大型の鳥では、翼端渦が定常的・直線的に発生するためこのような吹き上げを利用した編隊飛行がありうるが、羽ばたき周波数が大きくなると、渦の形状が変化し、場合によっては間欠的・不連続にもなることから、編隊飛行には適さなくなると考えられる。

長距離を飛行するために省エネが重要となる渡り鳥などとは違い、ハトなどの鳥では密集した陣形で飛ぶ "cluster" flock というものが知られている。Usherwood らはハトにジャイロ・加速度計と GPS を取り付け、羽ばたき周波数が増大していることから、密集飛行は消費エネルギーを増大させている (Usherwood *et al.* 2011)。

4-2. 離陸

離陸は、羽ばたき飛行の中でも独特な飛行フェイズである。キーワードとしては、離陸滑走 (takeoff roll) ・蹴り出し (leg thrust) ・地面効果 (ground effect) などが挙げられる。

鳥の飛行の起源については、大きく二つの説があることはよく知られている。すなわち、地面を滑走して飛び立ったとする説と、樹上生活をしていたものが飛び降りたのだという説とである。近年、モンタナ大学のグループを中心に第 3 の説として、斜面や木を駆け上がる際の補助としての羽ばたき、というものが提唱されている (Dial 2003, Dial *et al.* 2008)。WAIR (wing assisted incline running) と名付けられたこの説は説得力を増してきているようだが、これはとは異なるもう一つの説が実は存在する。地面からのジャンプの滞空時間ないし距離を伸ばすため

の羽ばたきがきっかけではないか、というもので、Earls によって提唱されている (Earls 2000)。

離陸時は地面あるいは水面に近いので、翼まわりの循環が地面によって変化する、いわゆる地面効果の影響も無視できなさそうに思える。実際、飛行機と同様にある程度の距離を滑走してから離陸するような大型の鳥では地面効果による誘導抗力減少がそれなりにあると考えられる。一方、羽ばたき飛行に対して地面が及ぼす空気力学的な影響については、はっきりしていない。筆者は、ショウジョウバエのホバリングと、ナミアゲハの離陸という2つのシチュエーションにおいて、初期位置を地面に近いものと少し離れたものという二種類用意して、数値シミュレーションを行ったことがある。その結果、ホバリングでは、発生する空気力によるトルクに差異が生じ、異なる姿勢に陥ったのに対して、離陸ではほとんど違いが現れなかった。これは、離陸においては蹴り出しの補助もあってすぐに地面から離れていくことが原因と考えられる。

4-3. 羽ばたきによる反トルク

2003 年、Fry らはショウジョウバエの羽ばたき運動を計測し、さらにそれを羽ばたきロボットにより再現して流体力・トルクを測定した (Fry *et al.* 2003)。この論文では、昆虫が回転運動を行う際に、(昆虫全体の) 慣性モーメントと、減衰係数では、前者の方が支配的であると結論づけている。何を言っているかということ、要するに、回転運動中の昆虫が回転を止めるには、「能動的に羽ばたき運動を変える必要がある」ということである。これに対して、2009 年に Hedrick らは、重心を貫く鉛直軸まわりに左右へ方向転換中の昆虫や鳥において、対称な羽ばたき運動が左右で異なる空気力を生み、それによるトルクが回転を止める向きにはたらくことを見出し、これを FCT (flapping counter torque) と名付けた (Hedrick *et al.* 2009)。

FCT は羽ばたき飛翔体自身の意図に関係なく発現してしまう点に注意が必要である。「回転運動中しつつ対称な羽ばたきを行う」場合には常に回転を減衰させるようなトルクが作用する。回転を止めたい時はいいが、回転の始動時には、羽ばたきの対称性を十分に崩してやる必要がある、ということになりそうだ。

なお、FCT にまつわる一連の議論の中で "damping" (減衰) という言葉がしばしば出てくるが、これは「角速度に比例して、それを止めるような逆向きのトルク (ないしそれによる角速度) による角速度の減衰効果」という意味であって、流体力の成分を粘性力 (viscous force) と非粘性力 (inviscid force) に分けたときの粘性力による減衰効果、という意味ではない。いくら Reynolds 数が小さいといっても、ショウジョウバエですら 200 程度である。実際、数値シ

ミュレーションによって、粘性力は非粘性力に比べると圧倒的に小さいことが示されている。

さらに Hedrick は、飛翔性昆虫の進化において FCT が果たしたかもしれない役割についても述べている (Hedrick 2012)。すなわち、昆虫ははじめ小さな翅をもち、羽ばたかず滑空のみが行えたとする。これが進化していくのだが、その道筋として二通りを想定している：一方は翅が大型化したもので、もう一方は翅は小型のままだが羽ばたきを行うようになったもの。前者では滑空性能と安定性の両方が向上する。後者では、滑空時の性能は向上しないが、羽ばたきことで FCT により安定性は向上する。羽ばたき飛行自体の性能は、翅が小さいためさほどではないが、さらなる進化の結果、翅が大型化し、自由に飛び回ることが可能となる。これが現在の飛翔性の昆虫である。一方、先に翅が大型化したものは、滑空に最適化されてしまっており、そこから羽ばたきに至るには神経系や筋骨格系への投資が相当必要であることから、こちらのパスは考えにくい、としている。FCT は提唱されてからまだ時間が経っておらず、関連する論文も数本しかない。この仮説についての異論も今後出てくるであろうが、バイオメカニクスが直接的に進化と関係する例としては、鳥の進化に並んで興味深い。

4-4. 翼変形

風が吹くと、抗力によって樹木はしなる。しなると風に対する投影面積が減少し、抗力が減少する。抗力が減少するとしなりの量も減る。これを繰り返してどこかに落ち着くこととなる。葉っぱ単体についても同様のことが起きている場合がある。これが流体構造連成の一例である。同様のことは当然固定翼（飛行機）でも起きており、抗力によるしなりは通常ないが、揚力によるしなりは上反角として存在し、ロール安定に寄与している。空気力すなわち荷重が時々刻々変化する羽ばたき翼における流体構造連成は、これらのように単純ではないことが予想される。また、実際に羽ばたき中の翼の変形を計測すること自体も簡単ではない。こうした背景もあって、従来、特に昆虫羽ばたき飛行の研究では、翼を変形のない剛体とみなすことが多かった。

一方で近年になって、翼あるいは翅の変形の重要性が指摘され始めた。たとえば Young は、Oxford 大学のグループと協力して、サバクトビバッタ (desert locust) を風洞で羽ばたかせ、翅の変形を詳細に計測した上で、数値シミュレーションを行っている (Young *et al.* 2009)。実験で得られた翅変形モデルに加え、このモデルからキャンバ（翼弦方向の反り）を仮想的に無くしたモデルと、キャンバに加えて翼幅方向のねじれも無くしたモデルの 3 つのそれぞれで CFD 計算を行っている。その結果、キャンバもねじりもあるモデルがもっとも効率が良く

(一周期平均での空気力/パワーが大きい)、空気力ベクトルの方向も最適であった。すなわち、適切に空力弾性変形が起きることによって効率の良い羽ばたき飛行が実現されていることになる。なお、興味深いことに、効率のよいモデル（実際の変形）では後翅の前縁渦がほとんど発達していないのに対して、変形を取り除いたモデルでは後翅の前縁渦が発達している。バッタの場合、流れの非定常性がホバリングに比べて小さな前進飛行では、必ずしも前縁渦に頼らずとも十分な揚力を得られることが指摘されている。同様に、中田らはスズメガのホバリングの数値シミュレーションにおいて、変形を考慮した場合に効率が向上することを報告している (Nakata & Liu 2011)。

ここまで、翼の変形は流体構造連成 (fluid structure interaction, FSI) が原因であるかのように書いてきたが、そうではなく、翼自体の質量分布による慣性力が支配的だとする報告がある (Combes & Daniel 2003)。彼らはヘリウムを満たしたチャンバと空気中のそれぞれでスズメガの翅を振り回し、変形があまり変わらなかったとしている。ただし、後述するように、突風を受けた時など明らかに流体力により変形が起きていると考えられる場面もあるため、流体構造連成が全くないということにはならない。

4-5. 安定性

翼の受動的な変形が飛行安定性に関係する可能性について、Kim ら KAIST のグループが報告している (Kim *et al.* 2012)。彼らは、翼幅が 54 cm とやや大きな羽ばたきロボットをモデルとして、空気力学モデルには翼素理論を、構造力学と動力学には商用ソルバを用いて流体・構造・動力学の連成したシミュレーションを行なっている。尾翼の取り付け角を変えることで安定した前進飛行状態を実現した上で、ピッチングの擾乱（じょうらん）を与え、反応を見ている。擾乱が大きな場合にも、翼が受動的に変形することで姿勢変化が抑制され、不安定な頭上げ姿勢に陥るのが防がれている。なお、胴体自体の柔軟性が飛行安定性に及ぼす影響についても研究が始まっている (Noda *et al.* 2012)。

参考文献

- Aleander, D. E. (2004) *Natures Flyers*, paperbacks edition. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Aono, H., Liang, F., and Liu, H. (2008) Near- and far-field aerodynamics in insect hovering flight: an integrated computational study. *J. Exp. Biol.* **211**, 239-257.

- Bomphrey, R. J. (2011) Advances in Animal Flight Aerodynamics Through Flow Measurement. *Evol. Biol.* **39**, 1-11.
- Bomphrey, R. J., Henningsen, P., Michaelis, D., Horstmann, T. and Hollis, D. (2012) Desert locust aerodynamics: instantaneous wake volumes using tomographic particle image velocimetry (tomographic PIV). *Society for Integrative and Comparative Biology 2012 Annual Meeting*, 107.2, Salt Lake City, United States.
- Bomphrey, R. J., Lawson, N. J., Harding, N. J., Taylor, G. K. and Thomas, A. L. R. (2005) The aerodynamics of *Manduca sexta*: digital particle image velocimetry analysis of the leading-edge vortex. *J. Exp. Biol.* **208**, 1079-1094.
- Combes, S. A. and Daniel, T. L. (2003) Into thin air: contributions of aerodynamic and inertial-elastic forces to wing bending in the hawkmoth *Manduca sexta*. *J. Exp. Biol.* **206**, 2999-3006.
- Dial, K. P. (2003) Wing-assisted incline running and the evolution of flight. *Science* **299**, 402-404.
- Dial, K. P., Jackson, B. E. and Segre, P. (2008) A fundamental avian wing-stroke provides a new perspective on the evolution of flight. *Nature* **451**, 985-989.
- Dudley, R. (2002) *The Biomechanics of Insect Flight: Form, Function, Evolution*, paperback edition. Princeton University Press, Princeton.
- Earls, K. D. (2000) Kinematics and mechanics of ground take-off in the starling *Sturnis vulgaris* and the quail *Coturnix coturnix*. *J. Exp. Biol.* **203**, 725-739.
- Ellington, C., van den Berg, C., Willmott, A. P., and Thomas, A. L. R. (1996) Leading-edge vortices in insect flight. *Nature* **384**, 626-630.
- Hedrick, T. L. (2011) Damping in flapping flight and its implications for manoeuvring, scaling and evolution. *J. Exp. Biol.* **214**, 4073-4081.
- Hedrick, T. L. and Daniel, T. L. (2006) Flight control in the hawkmoth *Manduca sexta*: the inverse problem of hovering. *J. Exp. Biol.* **209**, 3114-3130.
- Hedrick, T. L., Cheng, B. and Deng, X. (2009) Wingbeat time and the scaling of passive rotational damping in flapping flight. *Science* **324**, 252-255.
- Hu, Y. and Wang, J. J. (2010) Dual leading-edge vortex structure for flow over a simplified butterfly model. *Exp. Fluids* **50**, 1285-1292.
- Kim, J.-K., Lee, J.-S. and Han, J.-H. (2012) Passive Longitudinal Stability in Ornithopter Flight. *J. Guid. Control Dyn.* **35**, 669-674.
- Lentink, D. and Dickinson, M. H. (2009) Rotational accelerations stabilize leading edge vortices on revolving fly wings. *J. Exp. Biol.* **212**, 2705-2719.
- Lentink, D., Dickson, W. B., van Leeuwen, J. L. and Dickinson, M. H. (2009) Leading-edge vortices

- elevate lift of autorotating plant seeds. *Science* **324**, 1438-1440.
- Liu, H., Ellington, C., Kawachi, K., van den Berg, C., and Willmott, A. P. (1998) A computational fluid dynamic study of hawkmoth hovering. *J. Exp. Biol.* **201**, 461-477.
- Liu, H. and Aono, H. (2009) Size effects on insect hovering aerodynamics: an integrated computational study. *Bioinsp. Biomim.* **4**, 015002.
- Muijres, F. T. Johansson, L. C., Barfield, R. Wolf, M. Spedding, G. R. and Hedenström, A. (2008) Leading-edge vortex improves lift in slow-flying bats. *Science* **319**, 1250-1253.
- Nakata, T. and Liu, H. (2011) Aerodynamic performance of a hovering hawkmoth with flexible wings: a computational approach. *Proc. R. Soc. B.* **279**, 722-731.
- Noda, R., Maeda, M. and Liu, H. (2012) Effect of Passive Body Deformation of Hawkmoth on Flight Stability. *Proceedings of the 12th International Conference on Intelligent Autonomous Systems*, W2B-S.3, Jeju Island, Korea.
- Orlowski, C. T. and Girard, A. R. (2012) Dynamics, stability, and control analyses of flapping wing micro-air vehicles. *Prog. Aero. Sci.* **49**, 969-981.
- Park, H., Bae, K., Lee, B., Jeon, W. and Choi, H. (2010) Aerodynamic Performance of a Gliding Swallowtail Butterfly Wing Model. *Exp. Mech.* **50**, 1313-1321.
- Ramamurti, R. and Sandberg, W. C. (2007) A computational investigation of the three-dimensional unsteady aerodynamics of *Drosophila* hovering and maneuvering. *J. Exp. Biol.* **210**, 881-896.
- Rayner, J. M. V. (1979) A New Approach to Animal Flight Mechanics. *J. Exp. Biol.* **80**, 17-54.
- Sane, S. P. (2003) The aerodynamics of insect flight. *J. Exp. Biol.* **206**, 4191-4208.
- Sane, S. P. and Dickinson, M. H. (2002) The aerodynamic effects of wing rotation and a revised quasi-steady model of flapping flight. *J. Exp. Biol.* **205**, 1087-1096.
- Shyy, W., Lian, Y., Tang, J., Viieru, D. and Liu, H. (2008) Aerodynamics of Low Reynolds Number Flyers. Cambridge University Press, New York.
- Spedding, G. R., Rayner, J. M. V. and Pennycuik, C. J. (1984) MOMENTUM AND ENERGY IN THE WAKE OF A PIGEON (*COLUMBA LIVIA*) IN SLOW FLIGHT. *J. Exp. Biol.* **111**, 81-102.
- Srygley, R. B. and Thomas, A. L. R. (2002) Unconventional lift-generating mechanisms in free-flying butterflies. *Nature* **420**, 660-664.
- Tennekes, H. (1997) *The Simple Science of Flight: From Insects to Jumbo Jets*, MIT Press paperback edition. MIT Press, Cambridge.
- Tobalske, B. W., Warrick, D. R., Clark, C. J., Powers, D. R., Hedrick, T. L., Hyder, G. A., and Biewener, A. A. (2007) Three-dimensional kinematics of hummingbird flight. *J. Exp. Biol.* **210**, 2368-2382.
- Tobalske, B. W. (2007) Biomechanics of bird flight. *J. Exp. Biol.* **210**, 3135-3146.

- Usherwood, J. R., Stavrou, M., Lowe, J. C., Roskilly, K. and Wilson, A. M. (2011) Flying in a flock comes at a cost in pigeons. *Nature* **474**, 494-497.
- Videler, J. J. (2005) *Avian Flight*, Oxford University Press, New York.
- Videler, J. J., Stamhuis, E. J. & Povel, G. D. E. (2004) Leading-edge vortex lifts swifts. *Science* **306**, 1960-1962.
- Vogel, S. (1966) Flight in *Drosophila* I. Flight Performance of Tethered Flies. *J. Exp. Biol.* **44**, 567-578.
- Warrick, D. R., Tobalske, B. W. Powers, D. R. (2005) Aerodynamics of the hovering hummingbird. *Nature* **435**, 1094-1097.
- Warrick, D. R., Tobalske, B. W. Powers, D. R. (2009) Lift production in the hovering hummingbird. *Proc. R. Soc. B.* **276**, 3747-3752.
- Weimerskirch, H., Martin, J., Clerquin, Y., Alexandre, P. and Jiraskova, S. (2001) Energy saving in flight formation. *Nature* **413**, 697-698.
- Weis-Fogh, T. (1973) Quick Estimates of Flight Fitness in Hovering Animals, Including Novel Mechanisms for Lift Production. *J. Exp. Biol.* **59**, 169-230.
- Young, J., Walker, S. M., Bompfrey, R. J., Taylor, G. K., Thomas, A. L. R. (2009) Details of insect wing design and deformation enhance aerodynamic function and flight efficiency. *Science* **325**, 1549-1552.